(Aus dem 2. Zoologischen Institut der Universität Wien)
Vorstand: Prof. Dr. W. Kühnelt

Zur Analyse der optischen Reize für das Fortpflanzungsverhalten beim Zwergfadenfisch, Colisa lalia Ham.-Buch. 1822 (Anabantidae, Pisces)*

Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 10. Nov. 1972 durch w. M. Kühnelt

Von CHRISTINE SCHEDEL

Einleitung und Fragestellung

Das Verhalten verschiedener Anabantiden wurde von LISSMANN 1932, HESS 1952, BRADDOCK 1955, FORSELIUS 1957, CLAYTON & HINDE 1968 und SIMPSON 1968 teils deskriptiv, teils experimentell untersucht. Das große Inventar an Verhaltensweisen von Kampf, Balz und Brutpflege wirft die Frage nach den auslösenden Reizen auf, die BENIUC 1932 für den Kampffisch und PICCIOLO 1964 sowie MAINARDI & ROSSI 1968 für Colisaarten zu klären versuchten. PICCIOLO hat neben anderen Anabantidenarten auch bei *Colisa lalia* die optische Geschlechtsunterscheidung der Tiere untersucht. Die Untersuchungen wurden in Form von Zweifachwahlversuchen an isolierten Männchen durchgeführt.

C. lalia wurde von mir wegen der Vielfalt an Verhaltensweisen sowohl im Kampf als auch in der Balz als Untersuchungsobjekt gewählt, und der auffallende Geschlechtsdimorphismus versprach eine lohnende Analyse der auslösenden Reize für die einzelnen Phasen des Kampf- und Balzverhaltens.

* Die vorliegende Arbeit wurde unter der Anleitung von Dozent Dr. Erich ABEL durchgeführt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen möchte.

Das Männchen von *C. lalia* trägt auf blaugrünem Grund aus kleinen roten Punkten zusammengesetzte Querstreifen, die sich an den unpaaren Flossen fortsetzen, die einen roten Saum haben. Die Kehle ist blau, wobei sich die Intensität der Farbe je nach dem Erregungszustand des Fisches ändert.

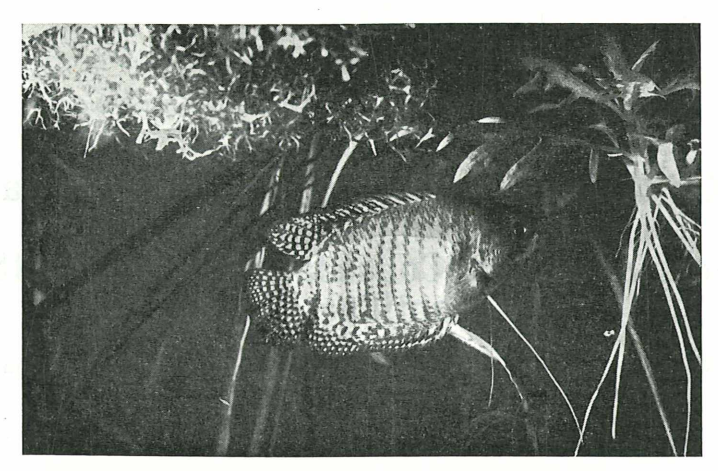


Abb. 1. *Colisa lalia*-Männchen

Das Weibchen ist silbrig glänzend; die blaßrosa Querstreifen sind auf dem bräunlichen Grund zart angedeutet.

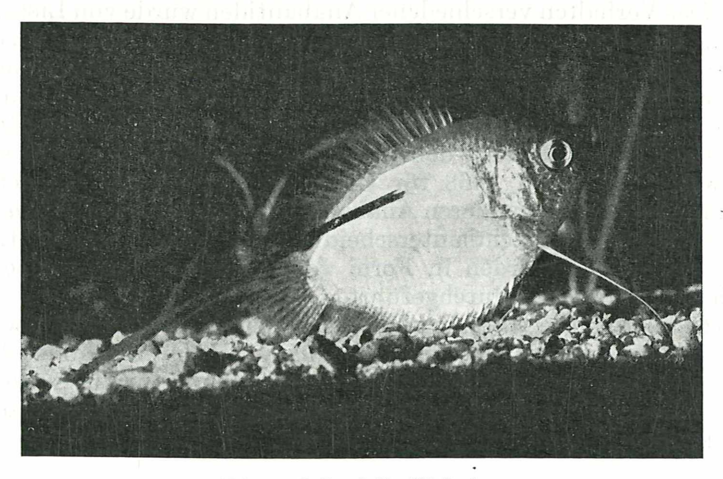


Abb. 2. *Colisa lalia*-Weibchen.

Die Länge in beiden Geschlechtern schwankt zwischen 3,5 cm und 5 cm.

Die deskriptiven Ethogramme der einzelnen Anabantidenarten von FORSELIUS 1957 wurden mit Hilfe von Attrappen experimentell aufzuschlüsseln versucht, um die Wirksamkeit der optischen Komponenten zu erkennen und insbesondere auch die Abhängigkeit von Stimmungen so weit als möglich zu erfassen.

Vorversuche ergaben, daß kein rein chemischer oder taktiler Auslösereiz zu erwarten ist. Ebenso konnte von FORSELIUS und PICCIOLO keine Auslösung durch chemische Reize oder durch Wasserbewegung ermittelt werden. Solche Faktoren können gemeinsam mit optischen auslösenden Reizen nach der Reizsummenregel (SEITZ 1940) zur Wirkung kommen.

Tabelle 1: Vorversuche zur Ermittlung chemischer oder taktiler Auslösereize.

Dem Versuchstier wurde geboten	Anzahl		prozentuelle Verteilung auf			
	der Versuche	der positiven Reaktionen	Flossenspreizen	Breitseitimponieren	Rammen	Aggression gegen Artgenossen
1. ein Spiegel	5	5	33%	26%	46%	15%
2. ein *C. lalia*-♂ in einem Glasgefäß	5	5	29%	28%	30%	9%
3. eine ♂-Attrappe in einem Glasgefäß	5	5	52%	17%	15%	22%
4. eine ♂-Attrappe ohne Glasgefäß	5	5	46%	15%	14%	22%

Die Untersuchungen der optischen auslösenden Reize sollten klären:

1. Wie weit sich Kampf und Balz mit Hilfe von Attrappen bei Anwesenheit von Artgenossen auslösen läßt,
2. Wie stark Attrappen vereinfacht werden können, um noch zu wirken, und welche Merkmale für die Reaktionen verschiedener Qualität und Quantität entscheidend sind, und
3. den Einfluß der Stimmung des Versuchstiers auf die Reaktionen.

FORSELIUS 1957 gliedert den Fortpflanzungszyklus in:

1. Nestbau
2. Kampf
3. Balz
4. Brutpflege

In der vorliegenden Arbeit wird im speziellen das Kampf- und Balzverhalten untersucht, da die Frage nach den auslösenden Reizen des Partners gestellt wurde.

Die Elemente des Kommentkampfes der Männchen sind nach FORSELIUS:

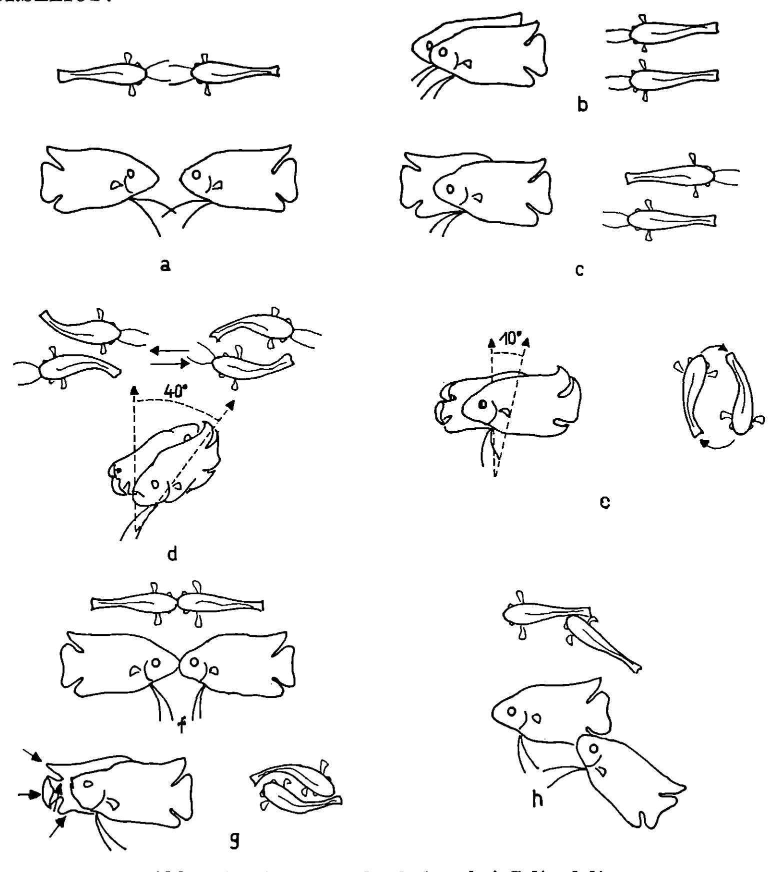


Abb. 3 (a—h). Kampfverhalten bei *Colisa lalia*.
a) Flossenspreizen; b) Breitseitimponieren; c) Antiparallelbreitseitimponieren; d) Schwanzschlagen; e) Kreisen; f) Frontalangriff; g) Rammen; h) Verjagen.

Grenze patrouillieren
Anschwimmen des Gegners
Drohverhalten
- Flossenspreizen (Abb. 3a)
- Breitseitimponieren (Abb. 3b)
- Antiparallelbreitseitimponieren (Abb. 3c) = Breitseitimponieren, wobei der Kopf des Tieres parallel zum Schwanz des Gegners steht

Schwanzschlagen (Abb. 3d) = undulierende Bewegungen, wobei das Wasser gegen die Seitenlinie des Gegners geschleudert wird

Kreisen (Abb. 3e)

Angriffsverhalten

Frontalangriff gegen das Maul (Abb. 3f)

Rammen gegen die Schwanzwurzel, die Caudalflosse und die Hinterenden der Dorsal- und Analflosse (Abb. 3g)

Verjagen, wobei Distanzen von 30 bis 100 cm zurückgelegt werden (Abb. 3h)

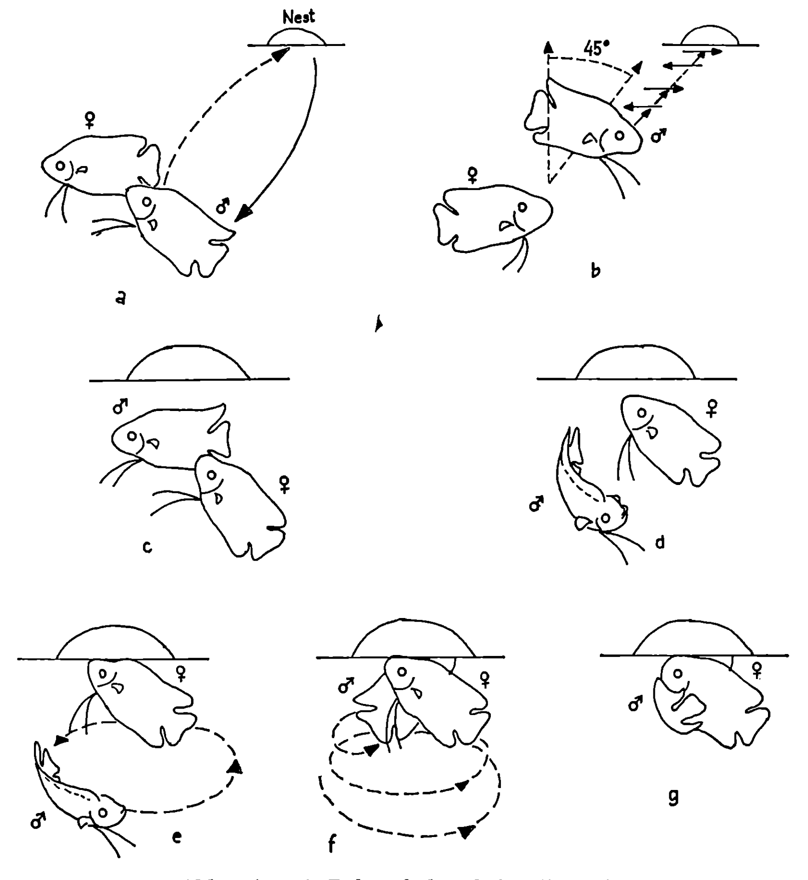


Abb. 4 (a—g). Balzverhalten bei *Colisa lalia*.
a) direktes Nestführen; b) Zickzackschwimmen; c) Anstoßen gegen die Analflosse; d) Körperbiegung; e) und f) Drehungen; g) Umschlingen.

Die Balzelemente sind nach FORSELIUS:

Das balzende Männchen versucht das Weibchen entweder direkt (Abb. 4a) oder in Form von Zickzackschwimmen (Abb. 4b) zum Nest zu führen. Laichwillige Weibchen stoßen das Männchen mit dem Maul gegen die Analflosse (Abb. 4c), wodurch eine Körperbiegung (Abb. 4d) des Männchens ausgelöst wird. Unter gegenseitigem Betasten mit den Bauchflossen drehen sich die Partner unter dem Nest. Das Weibchen steht dicht unter dem Nest, das Männchen vollführt unter dem Weibchen Drehungen (Abb. 4e, 4f). Die Drehung geht in Umschlingen (Abb. 4g) über, wobei die Schwanzflosse des Männchens fest gegen den Körper des Weibchens gepreßt wird. In dieser Stellung kommt es zur Ei- und Samenabgabe.

Das Verhaltensrepertoire zwischen den Weibchen ist sehr gering. Nachfolgereaktion zum Nest des Männchens und Imponierverhalten der Weibchen untereinander können beobachtet werden.

Mit Hilfe der erhaltenen Resultate wird versucht, eine Hypothese über die angeborenen und erworbenen auslösenden Schemata aufzustellen.

Tiermaterial und Methode

Bei den Versuchen wurden Adulte und Jungtiere gesondert berücksichtigt, wobei als Kriterium für Adulttiere das Auftreten der typischen Männchenfärbung, das mit Territorienbildung und Nestbau zusammenfällt, gewählt wurde. Unter den Adulten wurden Tiere verschiedenen Alters, verschiedener Größe und in verschiedenen Stimmungen geprüft.

Die Fische wurden in 15-l-, 150-l- und 900-l-Becken gehalten, die täglich 14 Stunden beleuchtet waren. Die Aquarien hatten Kiesgrund und waren mit Cryptocorynen, Vallisneria spiralis, Javamoos und Lemna bepflanzt. Die Wassertemperatur betrug 24—30° C. Verfüttert wurden Tubifex, Daphnien, Cyclops und Tetramin.

Die Haltung der männlichen Versuchstiere erfolgte:

a) mit Männchen und Weibchen
b) nur mit Männchen
c) nur mit Weibchen
d) isoliert.

Da die Reaktionen der Weibchen sehr abhängig vom Verhalten anwesender Männchen sind, wurden die Versuche unter vier verschiedenen Bedingungen angesetzt:

a) mit Männchen, die irgendeine Tätigkeit aus dem Fortpflanzungszyklus durchführen
b) ohne solche
c) nur mit Weibchen
d) isoliert.

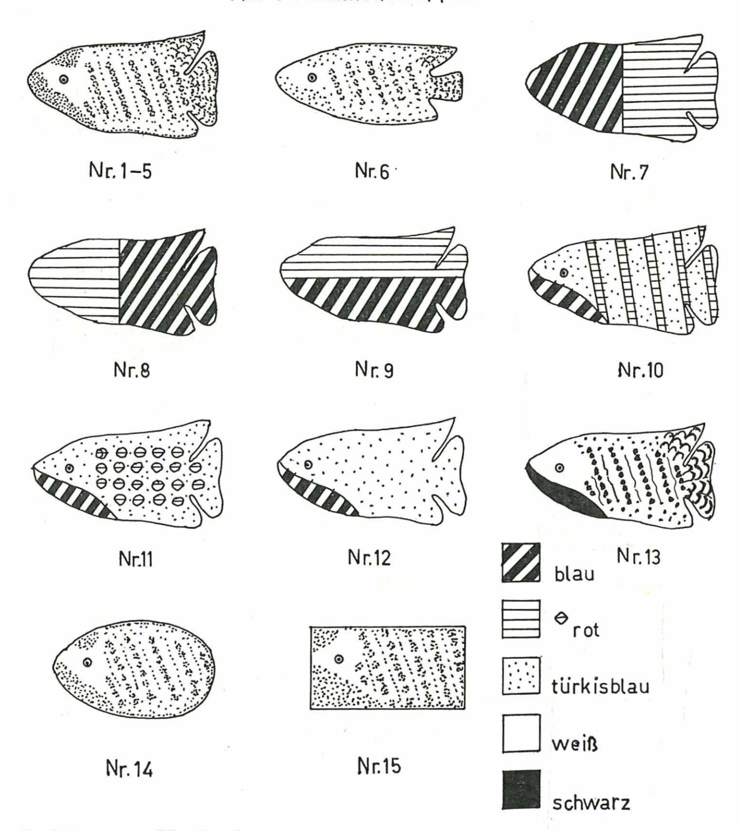


Abb. 5. Attrappen Nr. 1—6
mit richtiger Färbung und richtiger Form in drei verschiedenen Größen (Nr. 1 = größengerecht, Nr. 2 = kleiner, Nr. 3 = größer); in gebogener Form (Nr. 4); mit Silberglanz (Nr. 5); mit gefalteten Flossen (Nr. 6).
Attrappen Nr. 7—9:
mit vereinfachter Linienzahl und verstärkter Farbe.
Attrappen Nr. 10—13:
mit vereinfachtem Muster.
Attrappen Nr. 14, 15:
mit vereinfachter Form und richtiger Färbung.

Die Attrappen wurden, von einer naturalistischen Wiedergabe ausgehend, in verschiedenen Stufen bezüglich des Musters, der Farbe und der Form vereinfacht.

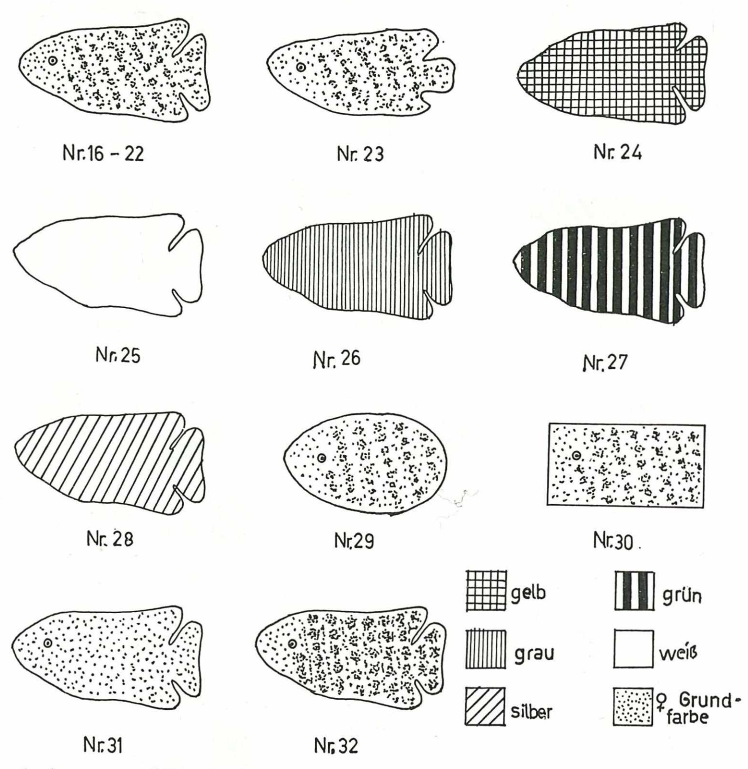


Abb. 6. Attrappen Nr. 16—23:
mit richtiger Färbung und richtiger Form in drei verschiedenen Größen (Nr. 16 = größengerecht, Nr. 17 = kleiner, Nr. 18 = größer); in gebogener Form mit (Nr. 19) und ohne (Nr. 20) dickem Bauch; mit dickem Bauch (Nr. 21); mit Silberglanz (Nr. 22); mit gefalteten Flossen (Nr. 23).
Attrappen Nr. 24—28:
mit nicht naturgetreuer Färbung.
Attrappen 29, 30:
mit vereinfachter Form und richtiger Färbung.
Attrappen 31, 32:
mit verschiedener Intensität des Streifenmusters.

Die Kontur des Fischkörpers bzw. der vereinfachten Form desselben wurde aus Karton ausgeschnitten, der Körper mit Styropor plastisch geformt und dessen Auftrieb mit Schrotkugeln kompensiert. Die mit Plakatfarben bemalten Attrappen wurden an dünnen Kupferdrahtfäden bewegt.

Alle Attrappen mit richtiger Form waren größengerecht, diejenigen in vollkommen richtiger Färbung wurden überdies kleiner (3 cm × 2 cm) und größer (7 cm × 5 cm) geboten. Die Rechteck- und Oval-Attrappen hatten Normalgröße.

Weiters wurden noch gebogene Attrappen in richtiger Männchen- und Weibchenfärbung verwendet, um die Drehung unter dem Nest besser darstellen zu können.

Bei den Versuchen an Männchen wurden die Attrappen in 60 cm (im 15-l-Becken in 20 cm) Entfernung vom Nest des Versuchstiers in das Becken gebracht, nach 10 Min. Ruhepause unter das Nest gezogen und dort weitere 10 Min. belassen.

Für Weibchen wurden die Attrappen einerseits frei im Becken geboten, andererseits unter dem Nest eines Männchens.

Bei den bewegten Attrappen wurden die Verhaltensweisen des Partners nachgeahmt. Die Geschwindigkeit der gezogenen Attrappen betrug 3,3 cm/sec., was der natürlichen Bewegung der Fische entspricht.

Weiters wurden Versuche an 50 erfahrungslosen Jungtieren durchgeführt, die gemeinsam in einem Becken gehalten wurden. Die Versuchstiere waren 6 Wochen alt und noch nicht ausgefärbt. Jüngere Tiere zeigten keine Reaktionen. Die Versuchsdauer betrug bei ihnen 10 Minuten. Die Versuche wurden durch 7 Tage hindurch wiederholt.

Bei dem ersten Zeichen der Adultfärbung wurden die Männchen aus dem Becken genommen und isoliert gehalten. An 10 Fischen wurden die Attrappen nochmals verwendet.

Zu Vergleichszwecken wurden Versuche auch an 5 eben erst ausgefärbten, isolierten Männchen, die als Jungfische nicht mit Attrappen geprüft worden waren, durchgeführt.

In einem Zeitraum von 2 Jahren wurden 150 Tiere mit 32 verschiedenen Attrappen getestet. Pro Attrappe wurden 40—50 Versuche durchgeführt.

Diese Schwankung ergibt sich daraus, daß die Attrappen ihrem Aussehen nach zu Serien zusammengefaßt wurden und einige Attrappen in mehreren Serien Verwendung fanden. Das Darbieten der Serie sollte gewährleisten, daß Resultate verglichen werden können, die unter völlig gleichen Bedingungen erhalten wurden. Da die Ergebnisse dieser Vergleiche mit den Gesamtergebnissen identisch sind, werden die Resultate nicht gesondert referiert.

Für jede Attrappe wurden die positiven Reaktionen registriert und in Prozenten der Anzahl der Versuche angegeben.

Attrappenversuche an Männchen

1. Kampfverhalten

Für die kampfauslösende Wirkung der Attrappen ist die Farbe von entscheidender Bedeutung. Die notwendigen Männchenmerkmale (blaue Kehle, rotes Streifenmuster) können naturgerecht (Nr. 1, 2, 14, 15) oder vereinfacht (Nr. 10, 11, z. T. 12) dargestellt werden, wobei Blau und Rot kombiniert stärkere Wirksamkeit haben.

Das zu senkrechten roten Streifen vergröberte Muster erzielt zum Teil bessere Reaktionen als richtige Männchenform und -färbung. Da der Auslösewert der beiden Attrappen jedoch wechselhaft ist, kann die Attrappe Nr. 10 nur mit Vorbehalt als übernormal für das Kampfverhalten gelten.

Die richtige Form ist bei ruhenden Attrappen bedeutungslos, die vereinfachten Formen (Nr. 14, 15) haben sogar größere Wirksamkeit.

Den Versuchstieren wurden weiters Attrappen geboten, deren Farben zusätzlich noch bestimmte Stimmungen aus dem intraspezifischen Verhalten simulierten.

Eine Attrappe mit hellblauer Kehle (Nr. 6) sollte die „Inferiorität“ andeuten. Sie wurde wenig beachtet, jedoch nicht als Weibchen anerkannt. Die Reaktionen der Versuchstiere waren trotz viel geringeren Prozentsatzes als vorher eindeutig dem Kampfinventar zuzuordnen.

Eine Attrappe in richtiger Männchenform und -färbung war mit Silberglanz versehen worden (Nr. 5), der nach SEITZ 1940/43 und FORSELIUS 1957 von großer Bedeutung als Auslösereiz ist. Durch den Silberglanz sollte das Aufblitzen eines anschwimmenden Fischkörpers angedeutet werden.

Meine Versuche mit der Kombination „Aussehen des Männchens + Silberglanz“ brachten keine Veränderung der Reaktion, wenn die Attrappe in Ruhe geboten wurde.

Die einzelnen Reaktionen, die auf die verschiedenen Bewegungen der Attrappen auftreten, lassen sich aus dem Normalverhalten der Tiere untereinander erklären. So ist Anschwimmen, Wegabsperren, Flossenspreizen und Breitseitimponieren als Reaktion zu beobachten, wenn die Attrappen zum oder vom Nest gezogen werden. Auf Kreisen und Rammen mit den Attrappen tritt Kreisen und Rammen beim Versuchstier auf. Das Ansteigen der Fluchttendenz erfolgt parallel zum Abfall des Anschwimmens und Rammens der Attrappen.

Bei Bewegung der Attrappen treten im allgemeinen keine anderen Reaktionen auf wie auf dieselben Attrappen in Ruhe. Einzig die Attrappen mit vereinfachten Formen (Nr. 14, 15) lösen in Kombination mit Bewegung kaum positive Reaktionen aus. Die Attrappe mit Silberglanz (Nr. 5) löst Flucht aus.

Bei drehender Bewegung einer gebogenen Männchen-Attrappe (Nr. 4) wird bei den Versuchstieren Kreisen und Rammen ausgelöst; die Drehung der Attrappe wird also nicht als Balz-, sondern als Kampfelement aufgefaßt, obwohl die Körperbiegung bei den Fischen nur bei der Balz auftritt.

Es zeigten sich Unterschiede, ob die Attrappen unter dem Nest oder an der Grenze bzw. außerhalb des Territoriums geboten wurden.

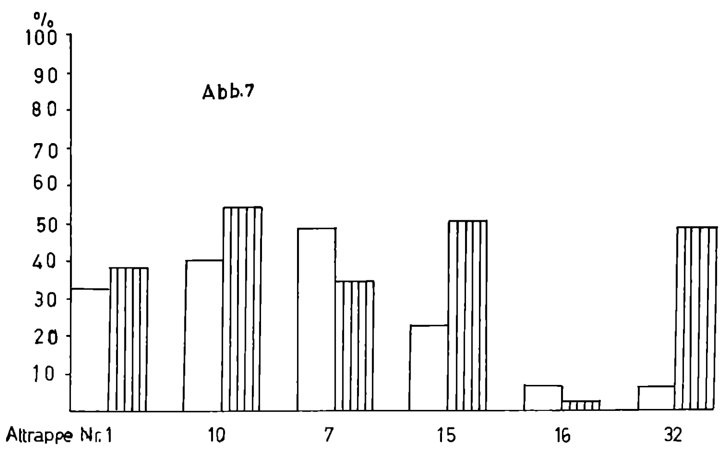


Abb. 7. Attrappenversuche an Männchen — Kampfelemente.
☐ Attrappen in Entfernung vom Nest geboten; |||| Attrappen unter dem Nest geboten.

Das Nest ist das Zentrum des Territoriums. Nach meinen Beobachtungen wird das Gebiet im Umkreis von 15—20 cm vom Besitzer besonders heftig verteidigt, während das Gebiet bis zu 50 cm vom Männchen zwar regelmäßig patrouilliert, jedoch weniger heftig verteidigt wird.

Der stark verteidigte Bereich hat immer dieselbe Größe, der darüber hinausgehende Patrouillierraum ist plastisch, je nach Entfernung vom Nest des Gegners.

In 60 cm Entfernung vom Nest wirken Attrappen mit vereinfachter Linienzahl und verstärkter Farbe (Nr. 7, z. T. 8) besser, unter dem Nest solche mit vereinfachten Formen (Nr. 14, 15) oder Muster (Nr. 10—13).

Aus den beiden zuletzt genannten Punkten ergibt sich, daß typische Kampfelemente vorwiegend unter dem Nest auftreten, was auch durch die Versuche bestätigt wurde.

Die Attrappe unter dem Nest ist nicht nur für den Besitzer desselben von Bedeutung, sondern auch für die anderen Männchen im Becken. Diese werden durch die Attrappe abgehalten, sich dem Nest des Nachbarn zu nähern.

Die Reaktionen sind sehr stimmungsabhängig. Je stärker der Kampftrieb überwiegt, desto weiter entfernt vom Nest kann starke Reaktion auftreten; je mehr der Balztrieb überwiegt, desto schlechter ist die Reaktion, die dann auf den direkten Nestbereich beschränkt ist.

Zu Anfang des Nestbaus und gegen Ende der Brutpflege verteidigt das Männchen sein Territorium sehr stark und die Reaktion auf die Attrappen ist daher identisch mit der von Versuchstieren bei reiner Nestverteidigung. Je weiter der Nestbau fortschreitet bzw. je unmittelbarer die Brutpflege dem Ablaichen ist, desto mehr tritt der Kampftrieb in den Hintergrund und mit ihm auch die Wirksamkeit der Männchenattrappen im allgemeinen.

Während der Balz und des Ablaichens verlieren Männchenattrappen fast völlig ihre Wirksamkeit.

Männchen, die kein Nest und damit auch kein Territorium besitzen, reagieren in allen Versuchen sehr gering. Die Attrappen werden als Fremdkörper betrachtet, teils wahllos angeschwommen, teils gar nicht beachtet. Nach wenigen Minuten erlischt das Interesse völlig. Die Fluchttendenz gegenüber den Attrappen ist groß.

2. Balzverhalten

Die verwendeten Attrappen konnten deutlich in zwei verschiedene Gruppen gegliedert werden, und zwar in Attrappen, die als Männchen angesehen wurden, und solche, die für die Versuchstiere Weibchen darstellten (siehe Abb. 5 und Abb. 6). Als Kriterium für das Bewerten einer Attrappe als Weibchen diente das Auftreten von Nestführung und der Körperbiegung, also typisch gegen das Weibchen gerichteter Verhaltensweisen. In jeder der beiden Gruppen konnten Attrappen ermittelt werden, auf die bevorzugt Argwohnverhalten auftrat.

Die Bezeichnung „Argwohnverhalten" wurde von mir so gewählt, da dieses Verhalten einerseits auf Fremdkörper, wie völlig untypische Attrappen (Nr. 9, 26, 27), oder ein weißes Rechteck, das als Vergleichsattrappe geboten wurde, auftrat. Andererseits können dieselben Verhaltenselemente auch durch bekannte Formen ausgelöst werden, die wegen ihrer Größe (Nr. 3, 18) oder wegen anormaler Bewegun-

gen nicht in das Schema des Gegners bzw. Partners passen und deshalb „argwöhnisch“ betrachtet werden. Starkes Neugierverhalten verstärkt diese Reaktion, da die Tiere dann eher bereit sind, den „unbekannten“ Gegenstand zu untersuchen.

Die Kriterien für das Argwohnverhalten sind: das Auftreten von unspezifischen Verhaltenselementen und das Erlöschen des Interesses der Versuchstiere an den Attrappen nach 5 Minuten Versuchsdauer.

Die typischen Balzelemente (Nestführen, Betasten, Körperbiegung) brauchen als auslösenden Reiz eine möglichst getreue Wiedergabe des Fischweibchens, wobei mit der Attrappe mit gefalteten Flossen (Nr. 23, „inferiores Weibchen“) und mit der Attrappe mit dickem Bauch (Nr. 21, „laichbereites Weibchen“) maximale Werte errechnet werden konnten.

Die gelbe Attrappe ist die einzige der Attrappen mit nicht naturgetreuer Färbung, mit der es möglich ist, Balzelemente auszulösen, wenn auch in schwächster Form.

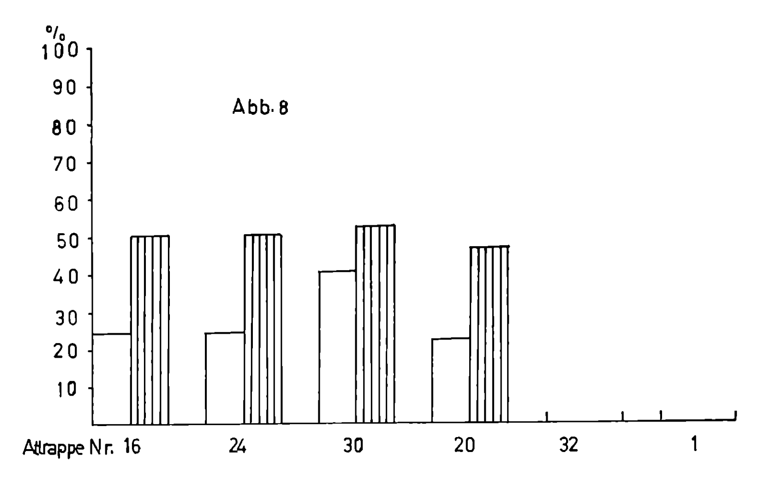


Abb. 8. Attrappenversuche an Männchen — Balzelemente.
□ Attrappen in Entfernung vom Nest geboten; |||| Attrappen unter dem Nest geboten.

Da die Weibchen das Streifenmuster der Männchen in sehr abgeschwächter Form ebenfalls tragen, drängt sich die Frage auf, inwieweit die Intensität der rötlichen Streifen von Bedeutung ist.

Um diese Frage zu lösen, wurden im Vergleich zur weibchenechten Attrappe eine Attrappe in der Grundfarbe des Weibchen-

körpers ohne Streifenmuster und eine mit verstärktem Streifenmuster geboten. Gegenüber der Attrappe mit verstärkten Streifen (Nr. 32) konnten deutlich Kampfelemente beobachtet werden.

Die Wirksamkeit der Weibchenattrappen ist mit der Stärke der Balzstimmung der Versuchstiere korreliert. Obwohl die Kampfbereitschaft auch in Balzstimmung noch vorhanden ist, wird das Balzverhalten bevorzugt abgehandelt, was sich bei gleichzeitigem Angebot von Männchen- und Weibchenattrappen durch eine stärkere Reaktion auf die Weibchenattrappen ausdrückt.

Aus der ständigen Kampfbereitschaft erklärt sich, daß auf Attrappen, die die Weibchenfarben vereinfacht tragen, sofort Abwehrstellung in Form von Flossenspreizen und Breitseitimponieren erfolgt. Um hingegen Kampf in voller Stärke auszulösen (wozu ja ein gleichwertiger Gegner notwendig ist), muß die Attrappe schon deutlichere Männchenmerkmale haben.

Ziel der Angriffe auf die Attrappen sind dieselben Körperstellen (Schwanzflosse, Schwanzwurzel, Hinterenden der Rücken- und Afterflosse) wie bei tatsächlichen Gegnern.

Tabelle 2a: Die Reaktionen der männlichen Versuchstiere auf Männchen- und Weibchenattrappen.

Die Attrappen wurden geboten	Reaktionen der Versuchstiere					
	Anschwimmen		Flucht		Kampf	Balz
	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.
A in Entfernung vom Nest	7,8 ↑ 1 10—13 14, 15	25—28 ↑ 29, 30 16	1 ↑ 10—13 14, 15 7—9		14, 15 ↑ 10—13 1 7—9	16 ↑ 24
B unter dem Nest	1 ↑ 10—13 7—9 14, 15	25—28 ↑ 29, 30 16			14, 15 ↑ 10—13 1 7—9	16 ↑ 24
C in Bewegung	1 ↑ 10—13 7—9 14, 15	25—28 ↑ 29, 30 16	14, 15 ↑ 7—9 10—13 1		1 ↑ 10—13 7—9 14, 15	16 ↑ 24 29, 30
	1	2	3	4	5	6

Anmerkung: Der Pfeil gibt die Zunahme der Auslösewirkung an. In Entfernung vom Nest wird Anschwimmen (A 1) und Kampf (A 5) von gegenteiligen Attrappen ausgelöst, bei Bewegung jedoch von gleichen (C 1 und C 5). Auf Weibchenattrappen erfolgt keine Flucht (A, B, C 4). Bei Bewegung erfolgt Flucht und Kampf auf gegenteilige Attrappen (C 3 und C 5).

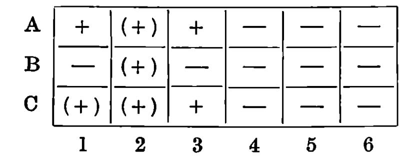
Bei den Männchenattrappen wurde mit der Kombination „Vereinfachte Form + Bewegung" entgegen der Reizsummenregel ein schlechteres Resultat erzielt als mit denselben Attrappen in Ruhe. Hingegen ist das Annähern einer Weibchenattrappe mit vereinfachter Form stärker auslösend als in Ruhe. Allein die simulierte Nachfolgereaktion genügt, daß die Attrappe angebalzt wird.

Wurde mit den Attrappen „Kreisen" durchgeführt, so antwortete das Versuchstier bei Männchenattrappen mit Kreisen und Rammen (Kampfelemente), bei Weibchenattrappe sofort mit der Körperbiegung (Balzelement).

Tabelle 2b: Die Reaktionen der männlichen Versuchstiere in verschiedenen Stimmungen.

\+ = die Reaktion tritt immer auf
(+) = die Reaktion tritt fallweise auf
— = keine Reaktion
A, B, C, 1, 2, 3, 4, 5, 6 siehe Tabelle 2a

1. Versuchstier ohne Nest, ohne Fortpflanzungsstimmung (ein künstliches Nest wurde geboten)

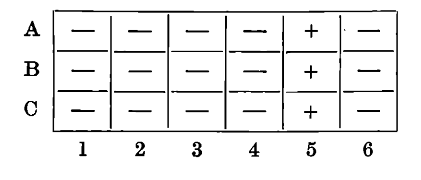


	1	2	3	4	5	6
A	+	(+)	+	—	—	—
B	—	(+)	—	—	—	—
C	(+)	(+)	+	—	—	—

2. Versuchstier mit Nest, ohne Fortpflanzungsstimmung

	1	2	3	4	5	6
A	+	(+)	—	—	—	—
B	(+)	(+)	—	—	+	—
C	—	(+)	—	—	(+)	—

3. Versuchstier bei Nestverteidigung (in Fortpflanzungsstimmung)



	1	2	3	4	5	6
A	—	—	—	—	+	—
B	—	—	—	—	+	—
C	—	—	—	—	+	—

4. Versuchstier bei Nestbau bzw. Brutpflege

	1	2	3	4	5	6
A	—	—	—	—	—	(+)
B	—	—	—	—	+	(+)
C	—	—	—	—	(+)	(+)

5. Versuchstier in Balzstimmung

	1	2	3	4	5	6
A	—	—	—	—	—	+
B	—	—	—	—	+	+
C	—	—	—	—	(+)	+

3. Einflüsse verschiedener Faktoren auf die Reaktionen der Versuchstiere

Eine besondere Differenzierung war möglich bei dem Vergleich der Attrappen mit vereinfachter Linienzahl und verstärkter Farbe (Nr. 7—9), wo Rot und Blau in verschiedener Kombination auf der Attrappe geboten wurde.

In Ruhe wurde bei den beiden ersten jeweils gegen Rot gerammt. Bewegte man die Attrappe mit Blau voran gegen das Versuchstier, so erfolgte Flucht; war jedoch Rot vorne (in diesem Fall schwamm die Attrappe dann mit dem „Hinterkörper" voran), so erfolgten sofort Rammstöße. Unter dem Nest wurde die Attrappe gegen den blauen Teil gerammt.

Daraus läßt sich folgern, daß Blau als das Vorderende, Rot als das Hinterende des Fisches betrachtet wird; Vorder- und Hinterende werden bei Angriff bzw. Verfolgen als erstes gerammt.

Mit Hilfe naturgetreuer Männchen- und Weibchenattrappen sollte weiters die Geschwindigkeit der bewegten Attrappen ermittelt werden, bei der Angriff in Flucht umschlägt.

Für Männchen mit und ohne Nest war die kritische Geschwindigkeit von Männchenattrappen 5,4 cm/sec. Für Weibchenattrappen wurde für Versuchstiere mit Nest der Umschlagspunkt bei 6,6 cm/sec. ermittelt, für Versuchstiere ohne Nest bereits bei 4,5 cm/sec.

Waren außer dem Versuchstier noch andere Männchen und Weibchen anwesend, so wurden die wirksamen Attrappen in den Kreis der Gegner einbezogen. Durch das Fehlen der typischen Bewegungsweisen gerieten sie gegenüber den tatsächlichen Gegnern etwas ins Hintertreffen. Dieser Faktor fiel weg, wenn das Versuchstier nur mit Weibchen beisammen war.

Auch an isolierten, nestbauenden Männchen konnten positive Attrappenversuche durchgeführt werden.

Sowohl Beckengröße als auch Temperatur hatten nur sekundäre Bedeutung, da Tiere in Fortpflanzungsstimmung unter allen beschriebenen Verhältnissen positiv reagierten.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Reaktion auf die einzelnen Attrappen abhängig ist:
1. von der gebotenen Reizsumme
2. von der Position im Territorium des Versuchstiers und
3. von der Stimmung des Versuchstiers.

Die männlichen Versuchstiere reagierten auf die Attrappen sowohl mit Kampf als auch mit Balz. Die Argwohnreaktion war relativ gering.

Versuche an Jungtieren

Die Versuche an Jungtieren zeigten, daß die Versuchstiere keiner der gebotenen Attrappen (Nr. 1, 7, 15, 16, 30 und ein weißes Rechteck als Vergleichsattrappe) den Vorzug gaben; es konnte weder nach der Art der Reaktion noch nach der Stärke irgendeine Reihe aufgestellt werden. Alle Attrappen wurden gemeinsam angeschwommen, in 5 cm Entfernung mit Flossenspreizen betrachtet und dann betastet. Nach maximal 8 Minuten ließ das Interesse nach und die Attrappen wurden bis zum Ende des Versuchs nicht mehr beachtet. Es wurde typische Argwohnreaktion gezeigt, die nach ca. 4 Tagen erlosch.

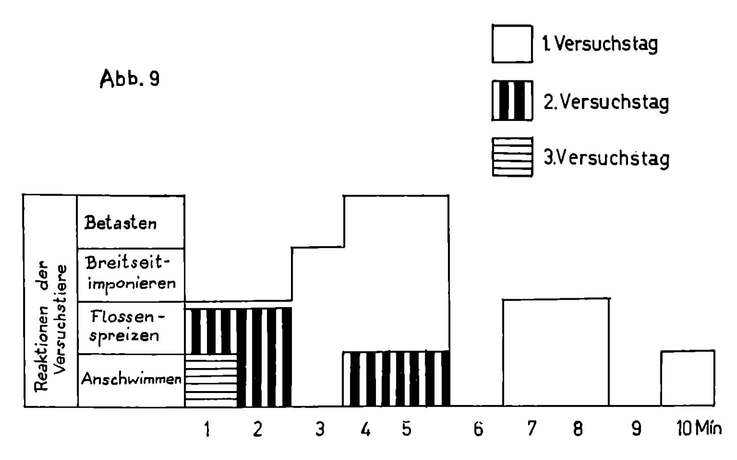


Abb. 9. Attrappenversuche an Jungtieren.
Erlöschen des Interesses an Attrappen.

Sobald die Männchen ausgefärbt waren, zeigten sie gegenüber den Attrappen kein Argwohnverhalten, aber spezifische Reaktionen, wobei vor allem naturgetreue Männchenattrappen attackiert wurden, die Weibchenattrappen aber weniger Beachtung fanden.

Die Reaktion der Versuchstiere, die die Attrappen bereits als Jungtiere gesehen hatten, war gleich mit der von isoliert aufgezogenen Versuchstieren, die die Attrappen zum erstenmal geboten bekamen. Dieselbe Reaktion zeigten auch Adulttiere, die gemeinsam mit Artgenossen aufgezogen wurden. Das Auftreten spezifischer Kampfelemente bei Geschlechtsreife spricht für die Reifung angeborenen Verhaltens.

Attrappenversuche an Weibchen

Die bei den Versuchen mit Männchen ermittelten beiden Gruppen von Attrappen in bezug auf ihre Männchen- bzw. Weibchen-Bewertung wurden auch hier durch die Reaktionen der Weibchen bestätigt.

Da die Weibchen kein territoriales Verhalten zeigen, fehlen bei ihnen viele Verhaltensweisen der Männchen. Aus diesem Grund waren auf die Attrappenversuche qualitativ geringere Reaktionen zu erwarten.

Die notwendigen Vorbedingungen, um das Ablaichen zu erreichen, sind alle Verhaltensweisen, die das Männchen während des Fortpflanzungszyklus durchführt, vor allem der Nestbau. Diese komplizierten Bewegungsfolgen konnten jedoch nicht nachgeahmt werden. Deshalb wurde als Kriterium für das Erkennen von Männchenattrappen die Nachfolgereaktion und das Anstoßen als Aufforderung zum Umschlingen gewählt. Diese Verhaltensweisen wurden durch die naturgetreuen Männchenattrappen (Nr. 1, 2, 5) und durch die Attrappe mit vereinfachter Linienzahl und verstärkter Farbe (Nr. 7) ausgelöst.

Die Weibchen erkennen den potentiellen Ablaichpartner an der rot-blauen Zeichnung. Wird sie farblich vereinfacht geboten, wo sowohl Rot als Blau verstärkt und breitflächig hervortritt, so stellt

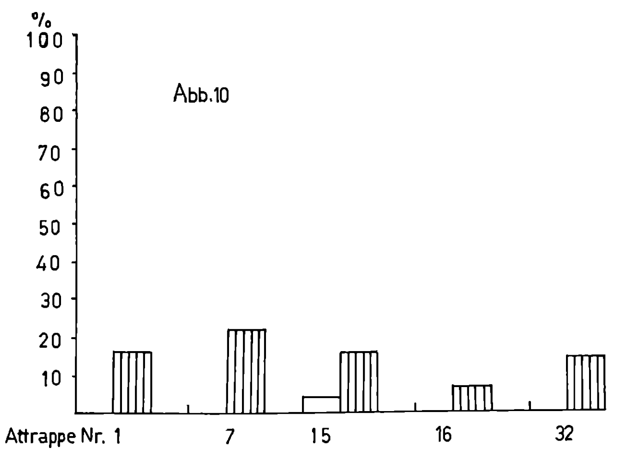


Abb. 10. Attrappenversuche an Weibchen — Balzelemente.
□ Attrappen in Entfernung vom Nest eines Männchens geboten
|||| Attrappen unter dem Nest eines Männchens geboten

sie für das Weibchen ein übernormales Männchen dar, dem sofort zum Nest gefolgt wird. Wird die Attrappe jedoch in richtiger Männchenfärbung geboten, so entsteht ein Konflikt zwischen Anschwimmen und Flucht, wobei derjenige Drang zur Auswirkung kommt, der jeweils überwiegt.

Das Verhalten der Weibchen gegenüber den Männchen läßt zwei Komponenten erkennen. Einerseits locken die Männchen das Weibchen zum Nest und bieten sich als Partner zum Ablaichen an, andererseits halten sie das Weibchen vom Nest fern, wenn sie selbst nicht in Balzstimmung sind. Daraus ergibt sich eine Unsicherheit für das zum Nest folgende Weibchen bezüglich einer eventuellen Aggression.

Damit läßt sich die unterschiedliche Reaktion auf die Attrappen deuten. Die anlockende Wirkung der blau-roten Attrappe (Nr. 7) läßt sich aus der Färbung der Männchen während der Balz erklären, wo die blaue Kehle und die roten Streifen besonders intensiv hervortreten.

Die beste Wirkung von Attrappen mit breitflächigen Farben (Nr. 7, z. T. 8) läßt vermuten, daß die Weibchen ihre Partner hauptsächlich am Farbkleid erkennen.

Es ist daher nicht anzunehmen, daß das Farbkleid der *C. lalia*-Männchen für Weibchen geringere Bedeutung hat als für Männchen, wie Picciolo 1964 angibt.

Laichbereite Weibchen zeigen seltener Reaktionen als nicht laichbereite.

Auf Weibchenattrappen reagieren weibliche Versuchstiere bedeutend geringer als auf Männchenattrappen, was dem natürlichen Verhaltensinventar der Weibchen untereinander entspricht.

Typisches Imponierverhalten, das von Weibchen zu Weibchen durch Bieten der Breitseite mit stark gespreizten Flossen gezeigt wird, läßt sich nur durch Weibchenattrappen mit richtiger Färbung (Nr. 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23) auslösen.

Da sich bei den Versuchen an Männchen herausstellte, daß eine Veränderung der Streifen auf der Weibchenattrappe eine Änderung in der Reaktion des Versuchstiers ergibt, wurden die gleichen Versuche auch mit den Weibchen durchgeführt.

Als männlich wirksam wurde nur die Attrappe mit verstärkten Streifen (Nr. 32) leicht gerammt — eine Aufforderung zum Umschlingen.

Da die anderen Attrappenversuche die Bedeutung der richtigen Weibchennachahmung aufzeigten, wurden feinere Differenzierungen der auslösenden Reize vorgenommen.

Die Attrappe mit dickem Bauch (Nr. 21) ist unter den Attrappen mit richtiger Weibchenform und -färbung diejenige, die am meisten beachtet, angeschwommen und mit den Bauchflossen betastet wird. Es ist einfach, das Versuchstier mit dieser Attrappe unter das Nest eines Männchens zu locken.

Das Nachschwimmen zum Nest erfolgt im Vergleich zur Männchenattrappe nur zögernd. Die Weibchenattrappe wird als laichbereites Weibchen, das vermutlich ein Nest aufsucht, „erkannt".

Dieses Nachschwimmen ist aber nicht die Nachfolgereaktion auf Männchenattrappen. Die Motivation gegenseitig nachschwimmender Weibchen ist das Nest, die Reaktion demnach das zugehörige Appetenzverhalten.

Bei der Nachfolgereaktion hingegen antwortet das weibliche Versuchstier auf ein Element aus dem Balzinventar des Männchens; das „Nachfolgen" ist daher ausschließlich auf das Männchen bezogen.

Unter dem Nest behält die Attrappe Nr. 21 zwar ihre Wirksamkeit, doch bewirkt sie hier gegensätzliches Verhalten. Die Versuchstiere wagen sich nicht unter das Nest, die Attrappe wird nicht mehr betastet, sondern löst sogar häufig Flucht aus.

Alle Männchen- und Weibchenattrappen, die die notwendigen auslösenden Reize nicht enthalten, werden als Fremdkörper betrachtet. Das Interesse an Fremdkörpern ist sehr groß,

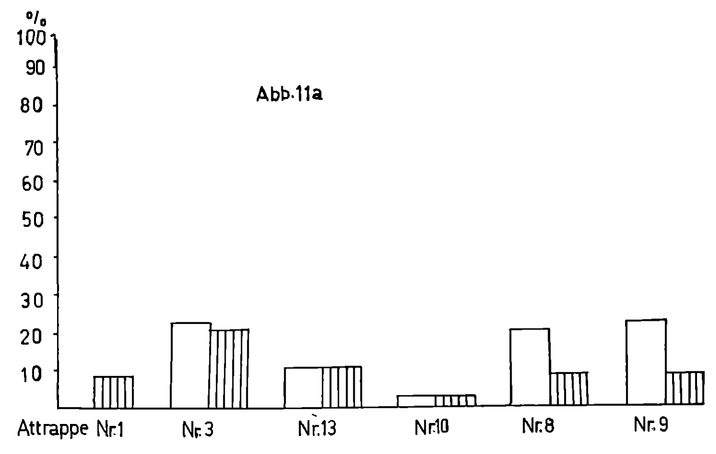


Abb. 11a. Attrappenversuche an Weibchen — Argwohnverhalten.
☐ Attrappen in Entfernung vom Nest eines Männchens geboten
|||| Attrappen unter dem Nest eines Männchens geboten

die Argwohnreaktion übertrifft sogar in ihrer Stärke die Reaktionen gegenüber naturgetreuen Attrappen. Allerdings konnten mit diesen „fremden“ Attrappen keine intraspezifischen Reaktionen ausgelöst werden.

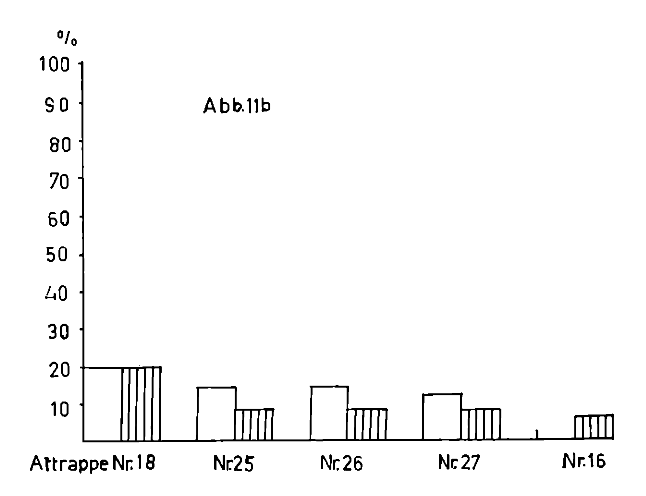


Abb. 11b. Attrappenversuche an Weibchen — Argwohnverhalten.
□ Attrappen in Entfernung vom Nest eines Männchens geboten
|||| Attrappen unter dem Nest eines Männchens geboten

Die Argwohnreaktion weicht bei bewegten Attrappen häufig der Flucht.

Die bei den Versuchen an Männchen bereits erwähnten Tests mit den drei Männchenattrappen mit vereinfachter Linienzahl und verstärkter Färbung (Nr. 7—9) wurden an weiblichen Versuchstieren ebenfalls durchgeführt.

Es zeigte sich, daß auch die Weibchen zwischen dem blauen Vorderende und dem roten Hinterende der Attrappe unterscheiden können. Alle weiblichen Versuchstiere näherten sich ohne zu zögern den Attrappen, führten aber leichte Rammstöße als Aufforderung zum Umschlingen nur gegen den roten Teil aus.

Die Reaktion der Weibchen auf die Attrappen ist abhängig von der Anwesenheit von Männchen und ihrer Tätigkeit.

Betrifft diese irgendeine Phase des Fortpflanzungszyklus, so werden die Attrappen kaum beachtet, da die weiblichen Versuchstiere sich um die Männchen bemühen.

Sind aber Männchen bloß anwesend, so wendet sich das Interesse der Versuchstiere mehr den Attrappen zu.

Auch erhöhte Temperatur wird nur sekundär durch die gesteigerte Aktivität der Männchen auf die Weibchen wirksam.

Die Aquariengröße ist wie bei den Männchen von geringer Bedeutung. Kleinere Becken kommen dem Argwohnverhalten entgegen, da die „unbekannten Objekte" eher bemerkt werden.

Bei den Weibchen ist der Übergang vom Jungtier zum adulten Fisch nicht genau zu bestimmen, da man die Geschlechtsreife nicht an der Ausfärbung erkennen kann. Auch das starke Neugierverhalten ist beiden eigen und kann daher nicht als Kriterium verwendet werden.

Tabelle 3a: Die Reaktionen der weiblichen Versuchstiere auf Männchen- und Weibchenattrappen.

Die Attrappen wurden geboten	Reaktionen der Versuchstiere					
	Anschwimmen		Flucht		Balz	Imponieren
	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.	♂ Attr. Nr.	♀ Attr. Nr.
A in Entfernung v. Nest eines Männchens	3 ↑ 10—13	18 ↑ 25—28	3 ↑ 10—13		7, 8 ↑ 1	29, 30 ↑ 16
B unter dem Nest eines Männchens	7, 8 ↑ 1	18 ↑ 25—28	1 ↑ 7, 8	21 ↑ 16	7, 8 ↑ 1	
C in Bewegung	7, 8 ↑ 1	16 ↑ 21	1 ↑ 7, 8	21 ↑ 16		
	1	2	3	4	5	6

Anmerkung: Der Pfeil gibt die Zunahme der Auslösewirkung an. Anschwimmen und Balz wird durch gegenteilige Attrappen ausgelöst als Flucht (B 1, B 5 und B 3 sowie C 1 und C 3).

Anschwimmen und Flucht erfolgt bei Bewegung auf gegenteilige Attrappen (C 2 und C 4).

Tabelle 3b: Die Reaktionen der weiblichen Versuchstiere in verschiedenen Stimmungen.

+ = die Reaktion tritt immer auf
(+) = die Reaktion tritt fallweise auf
— = keine Reaktion
A, B, C, 1, 2, 3, 4, 5, 6 siehe Tabelle 3a

1. Nicht laichbereites Versuchstier

	1	2	3	4	5	6
A	+	+	—	—	—	+
B	+	+	—	—	—	—
C	+	+	—	—	—	—

2. Laichbereites Versuchstier

	1	2	3	4	5	6
A	—	—	+	+	(+)	—
B	—	—	+	+	+	—
C	—	—	+	+	—	—

Diskussion

Die vorliegende Arbeit ergab, daß die nach den deskriptiven Beobachtungen von FORSELIUS 1957 für das Fortpflanzungsverhalten bedeutungsvollen Stimmungen auch experimentell geprüft und bestätigt werden können.

Darüber hinaus ergab sich jedoch die Frage, inwieweit optische Reize ausschlaggebend sind.

Durch die Untersuchungsmethode von PICCIOLO 1964 (Zweifachwahlversuche an isolierten Männchen) war es nicht möglich, die verschiedenen Stimmungen der Versuchstiere zu berücksichtigen. Da in der genannten Arbeit die Versuche schon beendet wurden, sobald sich das Versuchstier der Attrappe näherte, konnte PICCIOLO seine Attrappen nur auf einleitende Reaktionen, die nur unspezifisches Imponierverhalten bieten, das sowohl der Balz als auch dem Kampf vorausgeht, prüfen. Viele der so erhaltenen Reaktionen können auf Argwohnverhalten zurückzuführen sein und scheinen für eine Aussage über das Erkennen von Männchen und Weibchen nicht signifikant.

Die von PICCIOLO erhaltenen auslösenden Reize in der Männchenfärbung wurden mit einer Methode, die Argwohnverhalten ausschließt, geprüft. Dadurch war es möglich, die Reaktion auf inter- und intraspezifische Feinde zu erkennen; eine Verfälschung der Resultate durch das Neugierverhalten der Tiere wurde auf diese Weise ausgeschaltet. In Folge davon war es auch möglich, die auslösenden Reize für den Kommentkampf, die über die für das allgemeine Abwehrverhalten hinausgehen, experimentell zu ermitteln. Weiters war es durch Untersuchungen des Balzverhaltens möglich, die Unterschiede der auslösenden Reize für die beiden Triebe zu erkennen, die sich auf deren verschiedene biologische Bedeutung zurückführen lassen. Ebenso zeigten die Versuche mit Weibchen, daß die auslösenden Reize deutlich mit den biologischen Grundlagen korreliert sind. So kann z. B. die unterschiedliche Wirksamkeit einer Männchenattrappe in richtiger Form und Färbung auf männliche und weibliche Versuchstiere, einerseits als Kampfgegner und andererseits

als Ablaichpartner, aus ihrer Bedeutung für die Arterhaltung erklärt werden.

Zergliedert sich der Fortpflanzungszyklus in viele kleine Teilgebiete, bei denen das Männchen die Haupttätigkeit trägt, so tritt das Weibchen nur beim Ablaichen in Aktion. Das Weibchen muß vor allem den Partner erkennen, das Männchen aber hat bedeutend vielfältigere und z. T. durch andere als für das Weibchen geltende Auslösereize bedingte Verhaltensweisen durchzuführen, eine Hypothese, die durch die Attrappenversuche Bestätigung fand.

Die im Schwarm schwimmenden Jungtiere zeigten Schwarmverhalten auch deutlich bei ihren Reaktionen auf Attrappen. Da diese Attrappen noch keine biologische Bedeutung für die Jungtiere haben, ist es erklärbar, daß die einzig mögliche Reaktion nur Argwohnreaktion sein kann, die durch Gewöhnung bald erlischt. Ebenso ergab sich auch gemeinsames Anschwimmen der weiblichen Versuchstiere und der Männchen ohne Territorien zu den Attrappen.

Die Männchen, die ihr Territorium bilden, trennen sich völlig vom Schwarm; Kampfelemente kommen zuerst zum Ausdruck und nach Schaffung der nötigen Vorbedingungen, wie Festigung des Territoriums und Nestbau, erst Balzelemente.

Da die als Jungfische isolierten und erst nachher ausgefärbten Männchen sofort mit Kampfelementen auf Männchenattrappen antworteten, ist es wahrscheinlich, daß das Männchenschema angeboren ist, da die Versuchstiere ja keine Möglichkeit hatten, die auslösenden Reize von Artgenossen oder von Attrappen zu erlernen.

Zwar besteht eine allgemeine Abwehrtendenz, die sich zum Teil in Rammstößen gegen alle zum Nest gebrachten Gegenstände äußert, spezifischer Männchenkampf wird aber nur durch Attrappen mit typischen Männchenmerkmalen ausgelöst, wobei nur die Form vernachlässigt werden darf. Auch dieses Ergebnis läßt sich wieder aus der Biologie der Tiere erklären, die ihr Territorium zwar gegen alle Eindringlinge verteidigen müssen, die Form des Kommentkampfes aber nur gegen Artgenossen möglich ist.

Nicht so klar ist die Frage nach dem Weibchenschema zu beantworten. Die Weibchen bieten wegen ihrer weniger auffälligen Merkmale weniger Möglichkeiten für eine Variationsanalyse als die Männchen.

Dennoch konnten mit Attrappen, die den Weibchen getreu nachgebildet waren und auch mit der gelben Attrappe Balzelemente ausgelöst werden.

PICCIOLO 1964 erläutert die Bedeutung der blauen Kehle und der roten Streifen im Muster der *C. lalia*-Männchen für die Geschlechtsunterscheidung.

Auch ich konnte wie PICCIOLO feststellen, daß Männchen keine Attrappen anbalzen, die Männchenmerkmale aufweisen. Doch möchte ich daraus nicht den Schluß ziehen, daß die Männchen der Art *C. lalia* gleich- und andersgeschlechtliche Artgenossen bloß an dieser Färbung unterscheiden, da für die Auslösung der Balz noch weitere Merkmale von Bedeutung sind.

Dazu müssen die Attrappen dem Weibchen möglichst ähnlich sein. Die übrigen Attrappen, die ich als „Weibchenattrappen" zusammengefaßt habe, lösen kein Balzverhalten aus (mit Ausnahme der gelben Attrappe), obgleich sie keine Männchenmerkmale bieten.

Das *C. lalia*-Männchen erkennt zwar seinen artgleichen Gegner an seinem blau-roten Muster, das den Auslösereiz für den Kommentkampf darstellt. Jedoch besteht auch Abwehrbereitschaft gegen Attrappen, die weder das Männchenschema noch das Weibchenschema erfüllen. Diese Abwehrbereitschaft äußert sich in dem bereits beschriebenen einleitenden Imponierverhalten (Anschwimmen, Flossenspreizen, Breitseitimponieren). Rammstöße können vereinzelt beobachtet werden, aber immer ohne das vorhergehende Zeremoniell (Kreisen, Schwanzschlagen).

FORSELIUS 1957 gibt in seiner Arbeit die Hierarchie der Triebe in den verschiedenen Stimmungen an.

Balz- und Kampftrieb sind die beiden gegensätzlichen Pole im Fortpflanzungsverhalten der Männchen. Dadurch tritt einerseits während der Balz die Aggression völlig in den Hintergrund und andererseits werden laichbereite Weibchen während des Nestbaus von den Männchen verjagt.

Der Stimmungswechsel konnte mit den entsprechend „gemünzten" Attrappen experimentell nachgewiesen werden.

Die Reaktionen der weiblichen Versuchstiere sind bedeutend schwieriger nach den einzelnen Verhaltensweisen zu gliedern, da man in der Biologie des Weibchens keine so markante Gliederung wie im Fortpflanzungszyklus des Männchens findet. Außer beim Ablaichen ist von den Weibchen keine spezifisch festgelegte Reaktion zu beobachten; sie schwimmen unbehindert umher, dürfen nur dem Nest nicht zu nahe kommen, da sie sonst verjagt werden. Da sie kein Territorium verteidigen, werden Fremdkörper nicht abgewehrt, sondern näher betrachtet. Für sie sind im Unterschied zu den Jungfischen solche Attrappen Fremdkörper, die

nicht dem Aussehen der artgleichen Männchen und Weibchen entsprechen.

Eine Männchenattrappe kann beim Weibchen sowohl Anschwimmen als auch Flucht auslösen. Wird jedoch das auslösende Rot und Blau großflächig geboten, so wird der Konflikt zwischen Anschwimmen und Flucht zugunsten der ersteren Verhaltensweise entschieden. Da die Weibchen die Männchen aufsuchen müssen, dürfte die Farbe der *C. lalia*-Männchen für die Weibchen größere Bedeutung haben als für die artgleichen Männchen.

Daß das blau-rote Muster der Männchen, in Verstärkung geboten, absoluter Auslösereiz für das Balzverhalten der Weibchen ist, spricht für die Erkennung des Partners gerade an dieser Färbung.

Der entscheidende Faktor, daß es in der Regel nicht zur Paarung zwischen verschiedenen Arten kommt, dürfte demnach die Wahl des Weibchens, das den artgleichen Partner an der Farbe des Adultkleides erkennt, sein.

Hingegen sind für das Männchen nicht nur die Färbung, sondern auch die Nachfolgereaktion zum Nest und der dicke Bauch als Zeichen der Laichbereitschaft von Bedeutung. Dadurch ist auch Bastardbildung unter den einzelnen *Colisa*-Arten (FORSELIUS 1957) möglich, da die für das Männchen notwendigen Reize von Weibchen verschiedener Arten geboten werden. Bei den *Colisa*-Weibchen ist nämlich das Balzverhalten und das Aussehen sehr ähnlich, während sich die Männchen durch sehr verschiedene Farbkleider unterscheiden.

Vereinfachte Männchenattrappen haben auslösende Wirkung für Männchen und Weibchen, was nach LORENZ 1954 auf einen angeborenen Auslösemechanismus schließen läßt. Sind die Versuchstiere nicht durch solche Attrappen täuschbar, wie es bei den Weibchenattrappen der Fall war, so handelt es sich wahrscheinlich um andressiertes Wiedererkennen einer Gestalt. Demnach dürfte das Männchenschema angeboren, das Weibchenschema aber erlernt sein.

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe von Attrappen wurden die optischen Auslösereize für das Fortpflanzungsverhalten bei *Colisa lalia* untersucht.

2. Bei den Männchen lösten Männchenattrappen vollen Kampf mit Kreisen und Rammen aus; die Weibchenattrappen Balz bis zur Körperbiegung des Männchens.

Bei Weibchen erfolgten auf Männchenattrappen die Balzelemente Nachfolgen zum Nest und Anstoßen gegen die Analflosse.

Sowohl die Körperbiegung als auch das Anstoßen gehen unmittelbar dem Umschlingen der Partner voraus und können deshalb als typische Balzelemente gewertet werden. Das Umschlingen selbst kann nicht mehr durch Attrappen ausgelöst werden.

3. Die Entfernung vom Nest, in der die Attrappe geboten wird, ist für die Reaktionen von Bedeutung. Die stärksten Reaktionen des Männchens erfolgen in Nestnähe, welches das Zentrum seines Territoriums darstellt. Für Weibchen bewirkt die Männchenattrappe unter dem Nest häufiges Anschwimmen, die Weibchenattrappe hingegen Flucht.

4. Die auslösenden Schemata für das Männchen:

Um Kampfelemente auszulösen, müssen die Attrappen die Männchenmerkmale (blaue Kehle, rotes Streifenmuster) aufweisen, wobei übernormale Attrappen möglich sind.

Die Weibchenattrappen müssen den Weibchen getreu nachgebildet sein. Attrappen, die laichbereite Weibchen oder Tiere in untergeordneter Stellung darstellen, haben verstärkt auslösende Wirkung für Balz.

Mit der gelben Attrappe lassen sich ebenfalls Balzelemente auslösen, obwohl die Weibchen keine gelbe Farbkomponente aufzeigen.

5. Die auslösenden Schemata für das Weibchen:

Die Attrappe, die Rot und Blau großflächig darstellt, ist für die Versuchstiere ein übernormales Männchen.

Um in den Trupp der Weibchen als gleichwertiger Partner aufgenommen zu werden, müssen die Weibchenattrappen dem Aussehen der Weibchen genau entsprechen.

6. Wird an einer Weibchenattrappe das zarte Streifenmuster verstärkt, so wird sie von männlichen und weiblichen Versuchstieren als Männchen behandelt.

7. Die Geschwindigkeit, bei der auf die Annäherung der Attrappe Angriff in Flucht umschlägt, wurde für Männchenattrappen bei 5,4 cm/sec. ermittelt, für Weibchenattrappen bei 6,6 cm/sec. bzw. 4,5 cm/sec. bei Versuchstieren ohne Nest.

8. Die Bewegung verstärkt jede Reaktion und hemmt das Argwohnverhalten. Die Kriterien für das Argwohnverhalten sind:

Das Auftreten von unspezifischen Verhaltenselementen und das Erlöschen des Interesses der Versuchstiere an den Attrappen nach 5 Minuten Versuchsdauer.

Die Argwohnreaktion ist besonders bei Jungfischen und bei Weibchen zu beobachten. Bei letzteren wendet sie sich gegen untypische Attrappen.

9. Jungfische zeigen noch keine gezielten Reaktionen gegen Männchen- und Weibchenattrappen. Die Attrappen sind Fremdkörper für sie, das Interesse daran erlischt nach wiederholter Darbietung. Jungfische zeigen auch gegenüber der Attrappe Schwarmverhalten. Gezielte Reaktionen beginnen bei Geschlechtsreife.

10. Die Reaktionen auf Attrappen sind sehr stimmungsabhängig. Kampfbereitschaft besteht bei den Männchen während des ganzen Fortpflanzungszyklus, wenn auch in verschiedener Stärke, und ist nur während der Balz reduziert. Laichbereite Weibchen lassen sich schwer aus ihren Verstecken hervorlocken. Dafür bedarf es vor allem der Nestbautätigkeit des Männchens, die mit Attrappen nicht nachgeahmt werden kann. Nicht laichbereite Weibchen zeigen hingegen starkes Argwohnverhalten.

11. Es wird versucht, das verschiedene Verhalten von Männchen und Weibchen gegenüber denselben Attrappen aus der Biologie der Tiere zu erklären.

Für die wissenschaftliche Beratung sowie für das Interesse an meiner Arbeit und deren Unterstützung möchte ich Herrn Univ.-Prof. Dr. Wilhelm KÜHNELT und Herrn Univ.-Prof. Dr. Erich ABEL danken.

Literaturverzeichnis

ABEL, E. F., 1955: Freilandbeobachtungen an Callionymus festivus Pall. und Tripterygion tripteronotus Risso, zwei Mittelmeerfischen, unter Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. — Aus den Sitzungsberichten der Österr. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, 164. Bd., 10. Heft.

— 1960: Freiwasserstudien über das Fortpflanzungsverhalten des Mönchsfisches Chromis chromis L., einem Pomacentriden im Mittelmeer. — Z. f. Tierpsych. 18, 441—449.

— 1964: Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, Blennius canevac Vinc. und Blennius inaequalis. — Z. f. Tierpsych. 21, 205—222.

BAERENDS, G. P. und J. M. BAERENDS VAN ROON, 1950: An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. — Behaviour Supplement 1.

BENIUC, M., 1932: Bedeutungswechsel der Dinge in der Umwelt des Kampffisches. — Z. f. vergl. Physiol. 18.

BRADDOCK, J. C. und Z. J., 1955: Aggressive behavior among femals of the Siamese fighting fish Betta splendens. — Physiol. Zool. 28, 152—172.

CLAYTON, F. L. und R. A. HINDE, 1968: The habituation and recovery of aggressive display in Betta splendens. — Behaviour 30: 96—106.
DAMBACH, M., 1962: Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von Tilapia-Jungfischen. — Z. f. Tierpsych. 20: 267—296.
FIEDLER, K., 1954: Vergleichende Verhaltensstudien an Seenadeln, Schlangennadeln und Seepferdchen. Z. f. Tierpsych. 11: 358—416.
FORSELIUS, S., 1957: Studies of Anabantid Fishes I—III. — Zool. Bidr. Uppsala 32: 93—597.
HESS, E. H., 1952: Temperature as a Regulator of the Attack-Response of Betta splendens. — Z. f. Tierpsych. 9: 379—418.
KÜHME, W., 1961: Verhaltensstudien am maulbrütenden (Betta anabatoides) und am nestbauenden Kampffisch (Betta splendens Regan). — Z. f. Tierpsych. 18: 33—55.
LISSMANN, H., 1932: Die Umwelt des Kampffisches. — Z. f. vergl. Physiol. 18.
LORENZ, K., 1943: Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. — Z. f. Tierpsych. 5: 235—409.
— 1954: Das angeborene Erkennen. — Natur und Volk 84: 285—295.
MAINARDI, D. und C. ROSSI, 1968: Communicazione chimica in rapporto alla construzione del nido nel pesces anabantide Colisa lalia. — 1st lombardo Accad. Sci. B 102: 23—28.
OHM, D., 1958/59: Vergleichende Beobachtungen am Kampfverhalten, am Balzverhalten, am Brutpflegeverhalten von Aequidens (Cichlidae). Qualitative und quantitative Unterschiede bei Ae. portalegrensis und Ae. latifrons Steindacher. — Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin Math.-Nat. R. 8 1—48, 357—404, 589—640.
— 1964: Die Entwicklung des Kommentkampfverhaltens bei Jungcichliden. — Z. f. Tierpsych. 21: 308—325.
PICCIOLO, A. R., 1964: Sexual and nest discrimination in anabantid fishes of the genera Colisa and Trichogaster. — Ecol. Monogr. 34: 53—77.
SEITZ, A., 1940/43: Die Paarbildung bei einigen Cichliden. — Z. f. Tierpsych. 4: 40—84; 5: 69—100.
SIMPSON, M. J. A., 1968: The Display of the Siamese Fighting Fish, Betta splendens. — Animal Behaviour Monographis, Vol. 1, Part 1.
WÜNSCHMANN, A., 1962: Quantitative Untersuchungen zum Neugierverhalten von Wirbeltieren. — Z. f. Tierpsych. 20: 80—87.

Das Kampfverhalten wurde von der Bundesstaatlichen Hauptstelle für Lichtbild und Bildungsfilm, Abt. Wiss. Film, verfilmt:

CTF 1418: Der Zwergfadenfisch, 16 mm, Magnetton. — deutsch, 55 m, Farbe.